

# VERSCHIEDENE FORMEN DER INÄQUALEN ZELLTEILUNG BEI EINIGEN EINZELLIGEN PFLANZENARTEN

I. Kiss

Botanisches Institut der Pädagogische Hochschule, Szeged

(Eingegangen: 15. März, 1960.)

## I. Einleitung

Die inäquale Teilung der Zellen ist eine ziemlich verbreitete, bisher aber noch wenig erforschte Erscheinung bei den Lebewesen. Die Bedeutung der Erforschung des Entstehens nicht gleichwertiger Zellen geht über die Grenzen der Zytologie hinaus, da das tiefere Verstehen der Differenzierung und im allgemeinen des Verlaufs der ganzen Ontogenese von weiteren Untersuchungen zu erwarten ist.

Die ungleiche Zellteilung ist auch bei den einzelligen Pflanzen häufig. In älteren Kulturen von Bakterien tritt die sog. heteromorphe Teilung oft auf, wobei zwei, in ihren Maßen ungleiche Tochterzellen entstehen. POLJANSKIJ hat in seinem Vortrag über die Art hervorgehoben, daß BRASLAVSKAJA auf Grund der Theorie der LEPESCHINSKAJA bei der Teilung der *Euglena*-Arten die Bildung nicht gleichwertiger Tochterzellen voraussetzt (1952). Bei der Teilung der Mutterzelle von *Mesotaenium caldarium* hat LANGEROVA (5) festgestellt, daß die entstandenen neuen Zellen verschiedenwertig sind. Die beiden Tochterzellen zeigten bei Ionisierungsbestrahlung Reaktionsverschiedenheiten (6). Auch LANGEROVA erklärt diese Erscheinung auf Grund der Theorie der LEPESCHINSKAJA.

Bei der Untersuchung der einzelligen Pflanzen habe auch ich verschiedene Formen der ungleichen Zellteilung beobachtet. Die Erscheinung der Variabilität war es in erster Linie, was meine Aufmerksamkeit der Untersuchung dieser Zellteilungen zuwandte. Zum erstenmal fiel es mir in 1931 auf, daß bei den Massenproduktionen der Wasserblüte von *Euglena*-, *Phacus*- und *Trachelomonas*-Arten die Variabilität sehr große Maße annimmt, so daß im Bioseston die vom Typ abweichenden Organismen dominieren. Diese Erscheinung konnte einfach auf Grund der Voraussetzung von Verschiedenheiten in dem Einwirken der Umgebung nicht erklärt werden, befanden sich doch die Individuen des betreffenden Spezies zur selben Zeit, in demselben Raum, unter gleichen Verhältnissen. Trotzdem zeigten sich sehr häufig (besonders bei der Gattung *Trachelomonas*) Unregelmäßigkeiten der Entwicklung, die die Beobachtung der individuellen Entwicklung und der Zellteilung begründet machten. Während meiner Untersuchungen habe ich mich davon überzeugen können, daß die ungleiche Teilung der Zellen manchmal häufiger ist als die gleiche Tochterzellen hervorbringende.

## II. Methode der Untersuchungen

Zu meinen Untersuchungen habe ich teils in der Natur gesammeltes, zum Teil in Kulturen gezüchtetes Material verwendet. Bei dem aus der natürlichen Umgebung stammenden Material habe ich darauf geachtet, daß bei Wasserblüten sowohl die im Plankton, als auch die im Neuston lebenden Organismen verglichen werden. Da die besonders auffallenden inäqualen



Zellteilungen in erster Linie in den Kulturen erschienen, habe ich verschiedene Kulturen eingestellt. Ich habe mit mehrerlei Nährflüssigkeiten experimentiert. Bei den Euglenophyten erwies sich stark verdünnter Erbsenextrakt mit sehr wenig Zitronensäure, oder aber verdünnter Extrakt reifen Stalldüngers als beste Nährsubstanz. Im Falle der *Trachelomonas* gaben die mit Erbsenextrakt bereiteten Kulturen nach Beigabe von ein wenig Mistjauchenextrakt zahlreiche Abweichungen des Entwicklungsprozesses.

Um die Entwicklungserscheinungen einzelner Zellen beobachten zu können, habe ich auf ausgehöhlten und auf glatten Objektträgern Kulturen-Präparate verfertigt. Bei der Bereitung von Präparaten auf ausgehöhlten Objektträgern habe ich von dem Material der Kultur soviel in die Vertiefung getan, daß, nachdem es mit einem Deckglas versehen worden war, noch eine zentrale Luftblase bleibe. Wenn so etwas Luft gesichert war, konnte man das Präparat manchmal auch wochenlang untersuchen. Bei den glatten Objektträger-Kulturen waren den Organismen außerordentlich schwere Zuchtbedingungen gegeben, besonders wenn die Flüssigkeitsschicht auch dünn war. Die Deckgläser wurden mit Paraffin verschlossen.

### III. Darlegung der Untersuchungen

Im Laufe meiner Untersuchungen habe ich die ungleiche Teilung am häufigsten bei den Chlorophyten- und den Euglenophyten-Stämmen gefunden. Bei den Cyanophyten konnte der ungleiche Charakter der Teilung nur ziemlich selten unzweifelhaft festgestellt werden. Trotzdem ist bei den fadenähnlichen Blaualgen oft zu beobachten, daß in dem Trichom nach einigen größeren Zellen viele kleinere Zellen folgen, oder umgekehrt. Die ungleiche Teilung kann am besten an diesen Fäden beobachtet werden, dazu ist aber viel Umsicht nötig. Bei dieser Gelegenheit will ich nur von den bei den häufigsten Vertretern des Euglenophyten-Stammes, den *Euglena*-, *Phacus*- und *Trachelomonas*-Arten beobachteten inäqualen Teilungen berichten. Einen Teil der Fälle habe ich in anderen Beziehungen schon beschrieben, damals habe ich aber die ungleiche Teilung noch als Abnormität der Entwicklung betrachtet.

Ungleiche Zellteilungen habe ich bisher bei *Euglena gracilis* Klebs, *Euglena acus* Ehrb., *E. viridis* Ehrb., *E. polymorpha* Dang., *E. tripteris* (Duj.) Klebs, sowie bei *E. proxima* Dang. und *E. intermedia* (Klebs) Schmitz Spezies beobachtet. Von diesen habe ich die *Euglena gracilis* und die *E. acus*-Arten nicht nur in ihren natürlichen Verhältnissen, sondern auch in Kulturen untersucht, deshalb will ich mich mit diesen eingehender beschäftigen.

*Euglena gracilis* habe ich in Wasserblüte bisher in fünf Fällen beobachtet, zuletzt in 1953 am 19. Mai in dem Szegeder Cserepessori Tó (Cserepes-Teich), bei welcher Gelegenheit die Massenproduktion beinahe vollständig von dieser Alge gebildet wurde. Zu Untersuchungen in Kulturen habe ich das Bioseston derselben verwendet. *Tafel I*, *Mikroaufnahme 1* zeigt ein sich teilendes Individuum einer auf vertieftem Objektträger in Erbsenextrakt gehaltenen Kultur. Die Teilung nahte sich ihrem Ende, ging aber sehr langsam von statten. Offensichtlich waren die Verhältnisse nicht ganz entsprechend. Darauf weist auch der Umstand hin, daß die Teilung in einen zystenartigen Zustand überzugehen beginnt (die Hülle ist an der linken Seite des Bildes gut zu erkennen). Zwischen den beiden Nachkommen beginnen sich Maß-, besonders aber Formenunterschiede zu zeigen. Die linke Zelle fängt an sich spindelförmig zu verbreitern, die an der rechten Seite bleibt gebogen-zylindrisch. Die Nuklei der



beiden Nachkommen nehmen auch nicht den gleichen Platz ein. Bei dem linken ist der Zellkern beiläufig an der rechten Seite der Mitte, bei dem rechten, schlechter entwickelten aber am unteren Ende der Zelle zu finden. Der letztere Kern ist eben noch in die rechte Tochterzelle hinübergekommen (den Platz der Zellkerne zeigen die beiden nicht strukturierten, undeutlichen Flecken). Die 2. Mikroaufnahme stammt aus demselben Kulturenpräparat. Im Zustand der Einkapselung ist die Teilung schon erfolgt. Bei den Tochterzellen konnten Ungleichheiten im Aufbau bemerkt werden, nämlich: bei der unteren Zelle war schon kein Stigma mehr, anstatt dessen bewegten sich dort 10—12 sehr winzige, 1—1,5  $\mu$  messende Granuli, in der Zelle hin und her strömend. Das Stigma der oberen Zelle dagegen war unversehrt und ist auch auf dem Bilde gut sichtbar. Das Zerfallen des Stigmas in Granuli ist gerade bei den sich teilenden Zellen häufig zu beobachten. Bei einzelnen Zellen kommt es eher im Stadium der Veralterung vor.

Besonders auffallende Fälle von Ungleichheit der Tochterzellen konnte ich dann beobachten, wenn ich die Kulturen in erschwerte Lebensbedingungen gebracht hatte. In erschwerte, d. h. extrem ungünstige Verhältnisse kann man die Zellen setzen, wenn man die Kulturpräparate nicht auf vertieften, sondern auf glatten Objektträgern anfertigt. In diesem Fall befindet sich in der Kultur keine freie Luft (Luftblase), der Platz ist auch eng, die Stoffwechselprodukte häufen sich rascher an. Die Mikroaufnahmen 3 und 4 sind von einer sich in derartig erschwerten Verhältnissen befindlichen Kultur gemacht worden. Auf dem Foto 3 ist eine schon vollendete Teilung zu sehen. In diesem Fall ist die linke Zelle kleiner, aber an Chlorophyll reicher, die rechte ist größer, aber an Chlorophyll verhältnismäßig ärmer. Die Mikroaufnahme 4 zeigt einen Teilungsfall unter eben solchen Umständen. Außer den Form- und Maßunterschieden sind auch die Verschiedenheiten der Struktur beträchtlich, da z. B. die rechte Zelle kein Stigma besitzt. Man kann nichteinmal die Spuren des Zerfalls des Stigmas beobachten. Die Ungleichheit zwischen den beiden Tochterzellen zeigt sich aber am besten in physiologischer Hinsicht. Es ist gut zu sehen, daß die Lebensfähigkeit nicht die gleiche ist. Auch die linke Zelle hat unter den ungünstigen Bedingungen gelitten, ist aber am Leben geblieben. Dagegen war die Lebensfähigkeit der rechten Zelle eine geringere, deshalb konnte sie die ungünstigen Verhältnisse nicht ertragen und desorganisierte sich sehr bald nach Beendigung der Teilung. Die Verschiedenheit der Lebensfähigkeit der beiden Zellen muß offensichtlich auf der ungleichen Entwicklung einer ganzen Reihe von physiologischen Eigenschaften beruhen. Ich will bemerken, daß dies eine der häufigsten der unter erschwerten Bedingungen auftretenden Formen der Teilungsverschiedenheiten war.

Die Mikroaufnahmen 5—8 der *Tafel II* zeigen die Teilung von *Euglena gracilis* im Palmellazustand in natürlicher Wasserblüte. Die Aufnahmen 5—6 zeigen noch nicht in Neuston-Häutchen eingeschlossene Teilungszustände. Auf Bild 5 ist ein ursprünglich vierzelliger Palmellazustand zu sehen, bei welchem sich aber die oberen zwei Zellen von neuem geteilt haben, so sind oben schon 4 kleinere Zellen bemerkbar. In den Tetraden des Palmellazustands ist also das Teilungsvermögen der einzelnen Zellen verschieden. In anfänglicherer Form ist



ebendasselbe auch auf der Mikroaufnahme 6 zu sehen. Die linke obere Zelle des Tetrads hat sich schon wiederholt geteilt, d. h. die Neigung zur Teilung war bei dieser Zelle die stärkste. Ich habe in keinem einzigen Fall beobachtet, daß die beiden Zellen des Tetrads sich zu gleicher Zeit geteilt hätten! Das heißt, daß es eine Reihenfolge der Teilungen gibt. Die Bilder 7 und 8 zeigen einen Neustonzustand. An den Tetraden des *Palmella*-Zustandes ist auch hier die Ungleichwertigkeit der Zellen zu bemerken. So sind z. B. auf dem Bild 8 zwei Tetraden zu sehen. Die linke Zelle des oberen Tetrads hat sich schon wiederholt geteilt. Die rechts-unterste Zelle des unteren Tetrads dagegen hat sich schon aus der ziemlich starren Gallerthülle entfernt. Das heißt, daß hier nur eine Zelle Fortgeschrittenheit im physiologischen Zustand bekundet. Wir wissen nicht pünktlich, auf was für einer physiologischen Eigenheit der verschiedene Zeitpunkt des Verlassens der Gallerthülle beruht. Es ist möglich, daß die einzelnen Zellen einen verschiedenen Grad der Entwicklung vertreten, eine ist in mehr fortgeschrittenem Zustand, die andere in weniger fortgeschrittenem. Diejenige Zelle, die in der Entwicklung voraus ist, scheint physiologisch älter zu sein. Möglich, daß diese Zellen früher aus der Gallerthülle austreten. Aus den Tetraden des auf der Mikroaufnahme 7 sichtbaren Neustonteiles haben sich schon mehrere Zellen entfernt. Am unteren Teil des Bildes sind zwei Tetraden sichtbar. Aus dem rechten Tetrad haben sich erst die zwei oberen Zellen entfernt, aus dem linken dagegen schon alle.

Ungleiche Teilung der *Euglena acus* habe ich in erster Linie auch in Kulturen beobachtet. Auf den Bildern 13—16 der *Tafel II* sind aus Erbsenextrakt-Kulturen stammende Individuen zu sehen, die in der Kultur die verhältnismäßige Starrheit ihres Periplasts verloren, und sich zu in der Mitte ausbauchenden, weiches Periplast besitzenden, ja zu metabolischer Bewegung fähigen Formen verändert haben. Unter den extrem günstigen Nahrungsverhältnissen sind die Paramylen in großer Anzahl und stark entwickelt erschienen. Solche ausgebauchte Formen hat auch DREZEPOLSKI beobachtet. Auf Grund meiner Experimente meine ich, daß dies keine abnormen Formen sind, sondern daß sie auf das Einwirken der Kultur mit dem Weichwerden des Periplasts reagieren. Die auf dem Bilde sichtbaren Formen zeigen in erster Linie Ungleichheit in den Maßen. Auf Bild 14 ist auch das gut zu sehen, daß die rechte, kleinere Tochterzelle sich plötzlich bei ihrem Fortsatz ablöst, man könnte sagen: sich abspaltet. Eine ähnliche Teilungsungleichheit, die frühe Ablösung eines Individuums von dem anderen, kann man auch in der Arbeit HUBER-PESTALOZZIS (2) (Taf. XVII, Fig 78 b), bei *Euglena megalithus* Skuja sehen. Letztere Abbildung stammt von Prof. SKUJA.

Bei den übrigen *Euglenen* habe ich die ungleiche Teilung nur unter natürlichen Umständen beobachtet. Die verschiedenen Formen der Ungleichheit der Teilung zeigt die beiliegende Tabelle.



Spezies	Anzahl der Teilungen							
	Unter natürlichen Verhältnissen				Unter Kulturenverhältnissen			
	ungleiche Teilung		gleiche Teilung		ungleiche Teilung		gleiche Teilung	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
<i>Euglena gracilis</i>	18	40,00	27	60,00	37	53,62	32	46,38
<i>Euglena acus</i>	3	15,00	17	85,00	17	45,59	20	54,05
<i>Euglena viridis</i>	4	25,00	12	75,00	—	—	—	—
<i>Euglena polymorpha</i>	6	24,00	19	76,00	—	—	—	—
<i>Euglena tripteris</i>	2	22,22	7	77,78	—	—	—	—
<i>Euglena proxima</i>	3	27,27	8	72,73	—	—	—	—
<i>Euglena intermedia</i>	2	12,50	14	87,50	—	—	—	—

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die verschiedenen Formen der ungleichen Zellteilung hauptsächlich bei in den Kulturen gegebenen Bedingungen in großer Anzahl auftreten. Bei *Euglena gracilis* waren unter Kulturbedingungen die ungleichen Teilungen häufiger als die gleiche Teilung der Zellen. *Euglena acus* produzierte in der Kultur beinahe zur Hälfte ungleiche Teilungen. Unter Naturbedingungen dagegen erreicht nur *Euglena gracilis* eine 40%ige Häufigkeit der inäqualen Teilung, bei den anderen Arten ist das Verhältnis wesentlich kleiner.

Unter den *Phacus*-Arten habe ich nur bei folgenden ungleiche Teilung beobachtet: *Phacus longicauda* (Ehr.) Duj., *Ph. triqueter* (Ehr.) Duj., *Ph. orbicularis* Hübn., *Ph. caudatus* Hübn., *Ph. curvicauda* Swir., *Ph. granum* Drez., *Ph. Wettsteinii* Drez. Die Ungleichwertigkeit der Tochterzellen kann sich bei diesen Arten sowohl in morphologischer, als auch in physiologischer Hinsicht zeigen. Die Bilder 9—10 der *Tafel III* veranschaulichen die Ungleichheit der Maße der Tochterzellen. Die Ungleichheit der Tochterzellen zeigt sich auch in der verschiedenen Anzahl der Paramylen. Auf Bild 9 ist ferner zu sehen, daß sich der Fortsatz der linken Tochterzelle früher von dem Fortsatz der anderen Zelle trennt, so wird er auch etwas kürzer. Das vorzeitige „Abspalten“ oder „Abbrechen“ des Fortsatzes habe ich schon früher (4) erwähnt. Bild 17 veranschaulicht die Teilung der stachelendigen Form von *Phacus Wettsteinii*. Bild 11 zeigt die „insektierte“ ungleiche Teilung von *Phacus orbicularis*, Bild 12 aber die von *Ph. triqueter*. In beiden Fällen ist es auffällig, daß die Insektiertheit nur bei der einen Tochterzelle auftritt. Das weist darauf hin, daß die beiden Tochterzellen auch von physiologischem Standpunkt gesehen bedeutend verschieden sein müssen (die Viskosität des Plasmas und die osmotischen Verhältnisse). Bei der linken Tochterzelle von *Ph. triqueter* fehlte auch die Rückenrippe.

Bei den *Trachelomonas*-Arten habe ich in erster Linie die inäquale Teilung von *Tr. crebea* und *Tr. scabra* untersucht. Bei dieser Gelegenheit spreche ich nur von jenen Fällen, die ich noch in 1934—35 erkannt habe, ohne ihnen damals eine besondere Bedeutung zuzumessen (3). Es war nur eigentümlich, daß sich diese „Unregelmäßigkeiten“ der Teilung in den Kulturen besonders häufig meldeten.



Bei der Teilung von *Trachelomonas crebea* zeigte sich die Ungleichheit der Tochterzellen sowohl in der Morphologie als auch in der Physiologie. Die Bilder 20—22 der *Tafel IV* zeigen dieselben Individuen in verschiedenen Phasen der Vermehrung. Man kann wahrnehmen, daß von den sich in der Kapsel entwickelnden beiden Tochterzellen nur die eine ein Flagellum besitzt, daß diese auch aktiver ist, da sie durch den Porus aus der Kapsel ausgetreten, die andere, keine Geißel besitzende Tochterzelle aber in der Kapsel geblieben war, und endlich durch die Metabolie die Form einer dickgriffigen Hantel annehmend sich bestrebt, die ganze Kapsel auszufüllen. Der auf 3 Bildern gezeigte Vorgang spielte sich binnen 3 Stunden und 35 Minuten ab, und zwar bei Kultur in von dem Standort genommenem Wasser. Bild 18 zeigt den selteneren Fall, daß die geißellose, in der Kapsel bleibende Tochterzelle unbeweglich auf dem Grund der Kapsel verbleibt und sogar die Abtrennungsfläche bewahrt. Bei ganz gleichen Kulturen konnte aber auch beobachtet werden, daß sich beide Tochterzellen ohne Geißel entwickelten. Metabolisierende Bewegungen führten beide Zellen aus, aber keine in solchem Maße, daß sie sich durch den Porus entfernt hätte. Deshalb verließ eine der Tochterzellen die Kapsel durch die untere Ritze, wie es auf dem 23. Bild zu sehen ist. Die Bilder 24—25 zeigen den weiteren Verlauf des Entweichens. Der Vorgang nahm 7 Stunden 20 Minuten in Anspruch. Die in der Kapsel verliebne Tochterzelle zeigte eine wesentlich kleinere Bewegungsfähigkeit, sie nahm im oberen Teil der Kapsel Platz. Daraus kann man schließen, daß sich die andere Zelle nicht zufällig entfernt hatte, sondern sich durch ihre größere Beweglichkeit durch die aufgerissene Wand der Kapsel hinausdrängen konnte. Bild 19 zeigt den seltenen Fall, daß die in der Kapsel gebliebene Tochterzelle unfähig ist sich zu bewegen (nichteinmal die Trennungsfläche der Teilung wurde entfernt), und ebenfalls im oberen Teil der Kapsel Platz nimmt.

Bei den Kulturen mit Erbsenextrakt ist es unter günstigeren Ernährungsverhältnissen häufig vorgekommen, daß im Innern der Kapsel auch zwei Teilungen eingetreten, also 4 Zellen entstanden sind. Auf Bild 26 ist das linke Paar schon das Resultat einer zweiten Teilung. Die kleinere Zelle ist in der Kapsel geblieben, die größere ist durch die aufgerissene Wand der Kapsel schon hinausgelangt. Das rechte Paar hat die auffallend ungleiche Teilung noch nicht beendet. Die innengebliebene Zelle besitzt ein Stigma, die äußere nicht; auch die Masse der letzteren ist wesentlich geringer. Auf Bild 27 ist die sich eben durch den Porus entfernende Zelle größer als die beiden in der Kapsel verbleibenden Nachkommen. Es ist manchmal vorgekommen, daß sich nur die eine Tochterzelle in der Kapsel teilte, die andere nicht, so konnte man nur drei Zellen beobachten.

Bei auf vertieften Objektträgern gehaltenen Erbsenextrakt-Kulturen konnte man auch beobachten, daß sich die ins Freie gelangten Tochterzellen nackt weiterteilten. Auf den Bildern 31—34 der *Tafel V* ist der Verlauf einer solchen Teilung zu sehen. Beide Tochterzellen besitzen Geißeln, nur im Maß zeigt sich ein gewisser Unterschied. Der Verlauf dauerte 9 Stunden lang. Man konnte beobachten, daß die Geißeln beider Tochterzellen in beiläufig demselben Rhythmus die umsichschlagende Bewegung ausführten. Die auffallend große Ungleichheit im Maß und in der Struktur der Tochterzellen ist auf Bild 35 zu sehen. Die größere Zelle besitzt eine Geißel und ist normal gebaut, bei der kleineren fehlt die Geißel und die Zelle zeigt sich vakuolisiert. Die letztere Zelle war trotz des



geringeren Erbteils lebensfähig, aber eine neuere Teilung stellte sich bei ihr nicht ein.

Unter ebensolchen Kulturverhältnissen erschienen auch „verschmolzen“ gebliebene Tochterzellen. Ein extremer Fall dieser Erscheinung ist die auf Bild 36 sichtbare Viererteilung. Die beisammengebliebenen Tochterzellen hatten sich wieder geteilt, wodurch ein viergeißeliges, einer Kolonie ähnliches Gebilde entstanden war. Solche Objekte habe ich des öfteren beobachtet. Die auf dem Bild gezeigte Viererteilung ist am 5. IV. 1935 erschienen. Es war eigentümlich, daß sich die Geißeln zweier gegenüberliegenden Zellen beiläufig gleichzeitig bewegten, während die Geißeln der beiden anderen gegenüberliegenden Zellen unbeweglich waren. An den beiden folgenden Tagen schloß sich das kolonienartige Gebilde noch mehr ineinander, der basale Teil der Zellen verbreiterte sich, die Geißeln trennten sich ab, und die Viererteilung nahm eine mit vier Höckern versehene, unregelmäßig kugelige Form an. Das Zusammenschmelzen der Zellkerne konnte man in keinem einzigen Fall beobachten.

Bei vertieften Objektträgerkulturen wurde die Kapselwand bei den folgenden Zellengenerationen immer dünner und ganz plastisch, und die ungleiche Teilung trat immer häufiger auf. Die geißellosen Tochterzellen blieben in der Kapsel und waren meist nichteinmal einer metabolischen Bewegung fähig (*Tafel III, Abb. 28—30, Tafel IV, Abb. 39*). Die ungleiche Zellen resultierende Teilung erschien auch bei *Trachelomonas scabra* (*Tafel IV, Bild 38*). Es kam auch vor, daß sich der in der geräumigen Kapsel verbleibende kleine Nachkomme eine neue Kapsel wachsen ließ (*Bild 37*).

#### IV. Besprechung der Ergebnisse

Beim Überblick der Tatsachen können sich zwei Fragen ergeben: 1. Hat die inäquale Teilung irgendeine Rolle im Leben der einzelligen pflanzlichen Organismen? 2. Was ist der Grund der Ungleichheit der Teilung?

Die Häufigkeit der ungleichen Teilungen und die Verbundenheit der morphologischen Eigenheiten mit physiologischen Eigenschaften veranlassen zu der Auffassung, daß die ungleiche Teilung bei der Variabilität der einzelligen pflanzlichen Organismen eine bedeutende Rolle spielen könne. Daß sich die Variabilität bei den Einzelligen in viel größerem Maße und viel rascher bemerkbar macht als bei höheren Organismen, das ist zum Teil dem zuzuschreiben, daß schon die Zellteilungen in sich selbst Verschiedenheiten hervorbringen können. Bei Pflanzen höherer Ordnung ist die inäquale Teilung in erster Linie vom Standpunkt der Stoffdifferenzierung wichtig. Bei den Einzelligen gibt es eine in diesem Sinne genommene Differenzierung nicht, dagegen erhöhen die inäqualen Teilungen die morphologische und physiologische Mannigfaltigkeit.

Frage: Resultiert jede Zellteilung ungleiche Tochterzellen? Das ist nicht bewiesen. Der Umstand aber, daß die morphologisch verschiedenen Tochterzellen auch physiologisch nicht ganz gleich sind, ja auch erhebliche Unterschiede zwischen ihnen bestehen können, läßt auf das Vorhandensein einer reichen Skala physiologischer Verschiedenheiten schließen. Es ist auch nicht unmöglich, daß die Nachkommen nie ganz gleich sind. Es ist hauptsächlich die Methode der Untersuchung die entscheidet, in welchem Maße die morphologisch nicht



bemerkbaren Verschiedenheiten erkennbar werden. Bei den Euglenophyten habe ich erfahren, daß bei intensiven Umweltseinflüssen, d. h. „erschwerten“ Lebensbedingungen die Verschiedenheiten der Tochterzellen viel besser zu erkennen sind, sozusagen „hervorgerufen“ werden. Jedenfalls muß man bei der Erklärung dessen, daß bei einem Mikroorganismen-Verein ein und derselben Abstammung zu gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen auch abweichende Formen auftreten können, die Möglichkeit der inäqualen Teilung in Betracht ziehen. Das weitere Los der auftretenden Verschiedenheiten wird teils durch deren Natur (erblicher oder nicht erblicher Charakter), teils aber durch die Beschaffenheit der äußeren Bedingungen bestimmt.

Den Grund der inäqualen Teilung betreffend sind zwei Hauptrichtungen der Auffassungen zu unterscheiden. Die ältere Auffassung leitet die Ungleichheit der Tochterzellen auf die Polarität der Mutterzelle und der Zellen überhaupt zurück. Demnach lagert sich der für die Teilung wichtige Faktor, d. h. das „Hormon der Zellteilung“ wie BÜNNING (1) es nennt, durch die Polarität der Zelle einseitig ab, demzufolge bekommt die eine Tochterzelle nichts davon ab. Diese Auffassung leitet das beschränkte Teilungsvermögen der Gewebezellen darauf zurück, daß in den aus dem Meristem ausgeschiedenen Zellen des Zellteilungshormon, als Erbschaft, nur in beschränkter Quantität zugegen ist, und nur eine bestimmte Anzahl von Teilungen genügt. Dagegen bildet sich dieser Hormonstoff im Meristem unbeschränkt weiter. Man setzt einer gewissen Gradienten dieses Stoffes in den aus dem Meristem gebildeten Zellen voraus, der im Meristem sein Maximum erreicht. Manche erklärten das Entstehen neuer Bakterienarten durch die ungleiche Verteilung der „Gene“.

Die andere Richtung, die die Erklärung der bei der Zellteilung zustandekommanden Verschiedenheiten bezweckt, ist jüngerer Ursprungs, und steht auf dem Grund der auf die Entwicklung der Zellen bezüglichen Theorie der LEPESCHINSKAJA. Auf dieser Grundlage erklärt BRASLAVSKAJA bei der *Euglena*, und LANGEROVA im Falle des *Mesotaenium* die Verschiedenheit der Tochterzellen. Im Falle der letzteren mikroskopischen Pflanze trat hervor, daß die Tochterzellen auch funktionell nicht gleichwertig sind, was sich dadurch äußerte, daß zu wiederholter Teilung verschieden lange Zeiträume nötig waren. LANGEROVA hat auch festgestellt, daß die kürzere der Tochterzellen gewöhnlich auch die gegen Ionisationsbestrahlungen empfindlichere ist. Bei meinen eigenen Untersuchungen habe ich in jedem Fall erfahren, daß bei dem Palmellazustand der *Euglena* die Teilungsfähigkeit der einzelnen im Tetrade befindlichen Zellen verschieden ist, d. h. daß sich bei der Teilung der Tochterzellen beträchtliche Zeitdifferenzen zeigen. Dies weist darauf hin, daß die zustandekommanden Tochterzellen sich bis zur nächsten Teilung noch entwickeln müssen. Die Tochterzelle, die sich früher teilt, ist betreffs ihrer Ontogenese in einem fortgeschritteneren Zustand, als die sich später teilende.

### Schrifttum

- (1) Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. — Springer Verl., 1—464 (1948).
- (2) Huber—Pestalozzi, G.: Das Phytoplankton des Süßwassers, Euglenophyteen. Binnengewässer XVI, 4, 1—606 (1955).



- (3) Kiss, I.: Békés vármegye szikes vizeinek mikrovegetációja. I. Orosháza és környéke. Die Mikrovegetation der Natrongewässer des Komit. Békés. Folia Crypt. 4, 217—266 (1939).  
 (4) Kiss, I.: Néhány Phacus-jelleg rendszertani értékéről. Über den systematischen Wert einiger Phacus-Merkmale. Annal. Biol. Univ. Szegediensis 1, 73—90 (1950).  
 (5) Langerová, A.: K otázce nerovnocennosti buněk vznikajících dělením buňky mateřské. Československá Biologie 2, 15—24 (1953).  
 (6) Langerová, A.: O rozdílnosti reakce na ozáření u dceřinných buněk téže dvojice. Československá Biologie 3, 148—157 (1954).

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. I. Kiss, Botanisches Institut der Pädagogische Hochschule, Szeged (Ungarn).

#### Tafel I

Ungleiche Teilungen von *Euglena gracilis*. 1. Ungleiche Teilung in zystenartigem Zustand, 900:1. — 2. Das Stigma ist aus der unteren Zelle verschwunden, 900:1. — 3. Entstehung einer chlorophyllreicheren kleinen und einer an Chlorophyll ärmeren größeren Zelle, 650:1. — 4. Verschiedenheit der Lebensfähigkeit zwischen Tochterzellen; die rechte Zelle desorganisiert sich. Das Stigma hat sich nicht entwickelt, 900:1.

#### Tafel II

Teilungen der *Euglena gracilis* in Palmellazustand. 5. Die beiden oberen Tochterzellen des Tetrads teilen sich wiederholt, 350:1. — 6. Im Tetrad teilt sich eine Zelle von neuem, 400:1. — 7—8. Einzelne Zellen entfernen sich aus den Tetraden oder teilen sich wieder (sind in ihrer individuellen Entwicklung mehr fortgeschritten) 7. — 320:1, 8. — 400:1.

#### Tafel III

9—10. In den Maßen ungleiche Teilung von *Phacus longicauda* 9. — 800:1, 10. — 900:1. — 11. Eine Tochterzelle von *Phacus orbicularis* ist wie eingehöhlt insektiert; die Rippe der linken, kleineren Zelle fehlt, 1400:1. — 12. „Insektierte“ ungleiche Teilung von *Phacus triquetus*, 1400:1. — 13—16. In den Maßen ungleiche Teilung bei *Euglena acus*. In der Erbsenextrakt-Kultur ist das Periplast weich geworden, die Zellen wurden fähig, metabolische Bewegungen auszuführen, 1600:1. — 17. Ungleiche Teilung bei *Phacus Wettsteinii*, 1600:1.

#### Tafel IV

Inäquale Teilungen bei *Trachelomonas crebea*. 18, 20—22. Nur die eine Tochterzelle besitzt eine Geißel, sie entfernt sich durch den Porus. 19, 23—25. Beide Tochterzellen ohne Flagellum, die bewegliche entfernt sich durch die untere Öffnung der Kapselwand. 26—27. Die Tochterzellen teilen sich wiederholt innerhalb der Kapsel. — 28—30. In den Maßen verschiedene Teilungen aus einer auf vertieftem Objektträger gehaltenen Erbsenextrakt-Kultur. — 18—27. — 1500:1, 28—30 — 1350:1.

#### Tafel V

31—34. Neuere Teilung einer aus der Kapsel ausgetretenen, nackten, in Bewegung befindlichen Zelle von *Trachelomonas crebea*. Die eine Tochterzelle ist kleiner, 1500:1. — 35. Teilung einer nackten Mutterzelle von *Trachelomonas crebea*. Die Ungleichheit in den Maßen und der Struktur ist auffallend groß, 1500:1. — 36. Eine aus der in „verschmolzenem“ Zustand wiederholten Teilung entstandene vierästige „Kolonie“. Aus auf vertieftem Objektträger gehaltener Erbsenextrakt-Kultur, 1500:1. — 37. Eine der Tochterzellen von *Trachelomonas scabra* var. *elliptica* fo. *natrophila* ist in der Kapsel geblieben und hat eine neue Kapsel entwickelt, 1000:1. — 38. In den Maßen verschiedene ungleiche Teilung der vorigen Variation, 1000:1. — 39. In den Maßen ungleiche Teilung der in der Kapsel verbliebenen Zelle von *Trachelomonas crebea*. Aus auf vertieftem Objektträger gehaltener Erbsenextrakt-Kultur, 1350:1.



*Tafel I.*

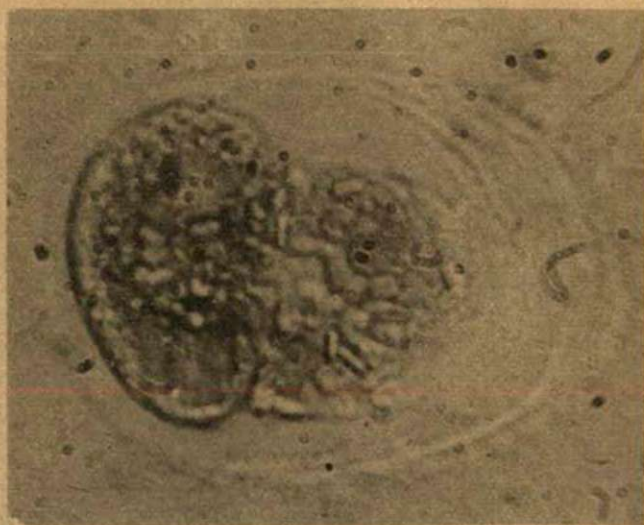
1



2

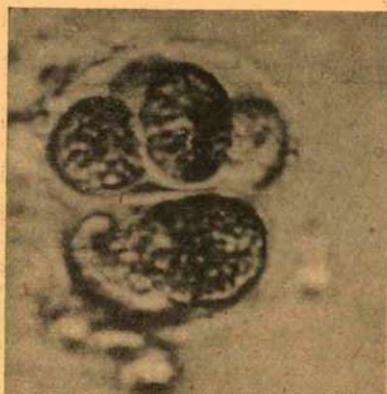


3



4





5



6



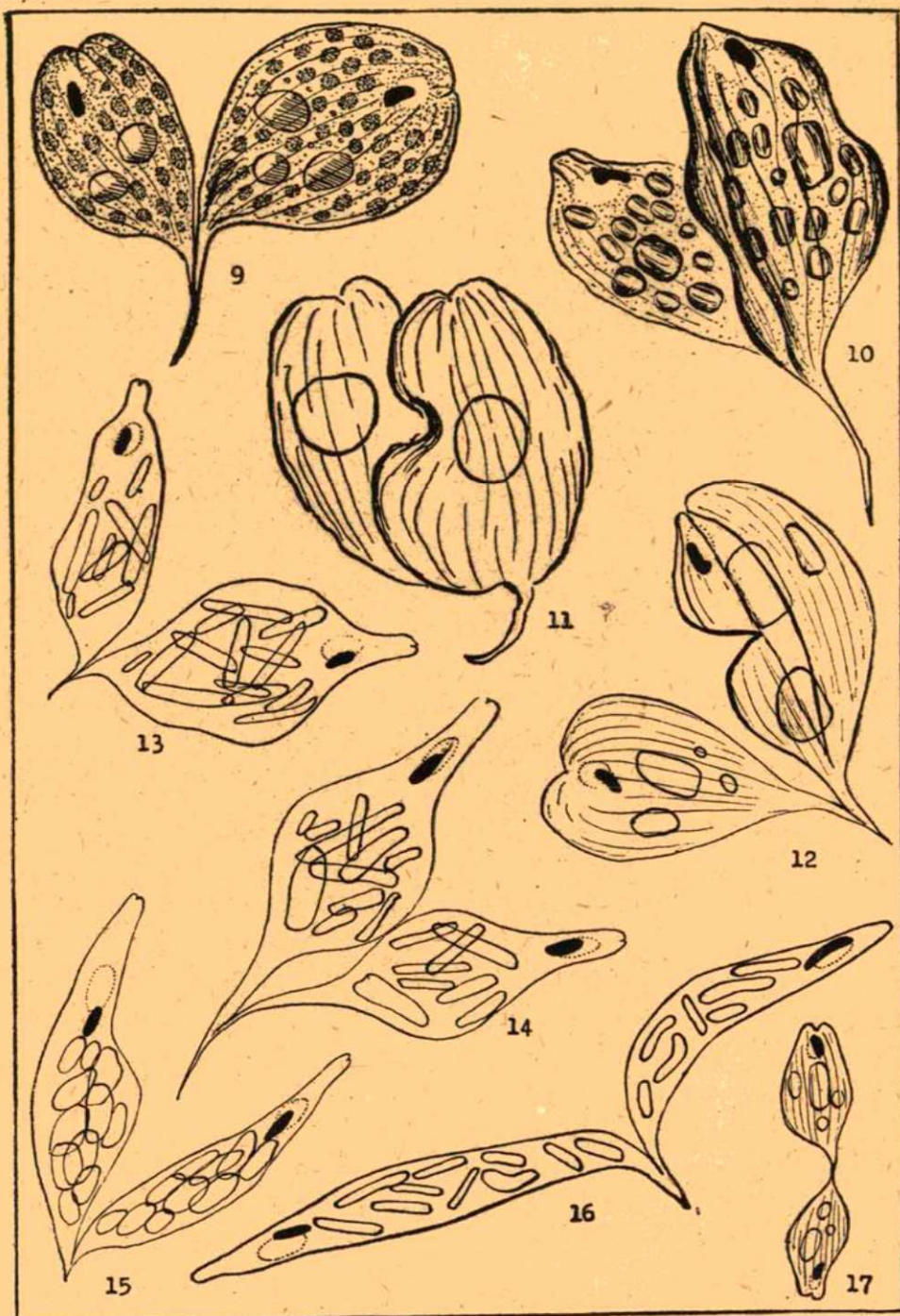
7



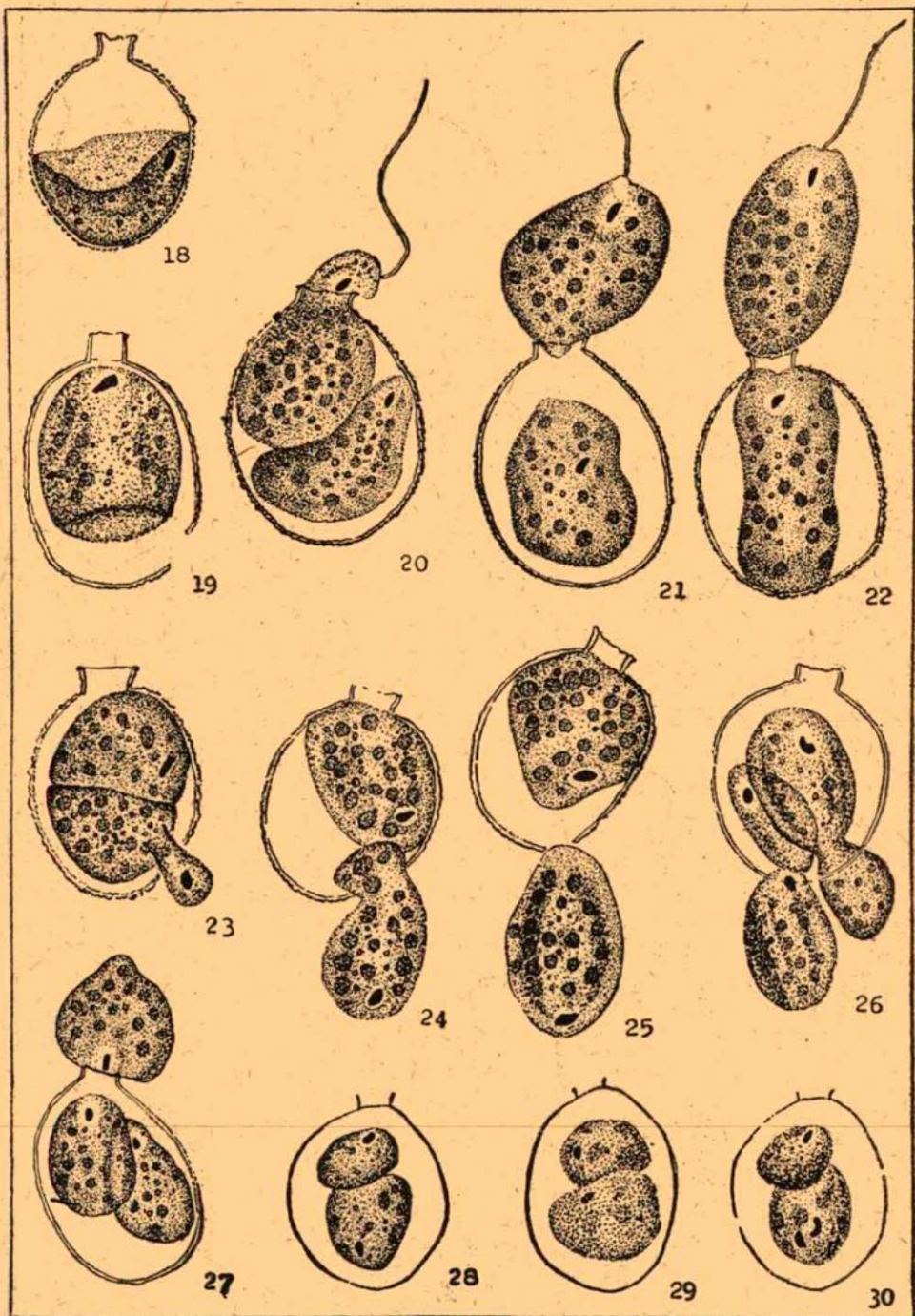
8



Tafel III.









Tafel V.

